EOPLETHODUS CHANETI GEN. ET SP. NOV. DE L'ALBIEN (CRETACE) MARIN DE PROVENCE (FRANCE) ET L'EVOLUTION DU SQUELETTE CAUDAL CHEZ LES TSELFATIIFORMES (OSTEICHTHYES: TELEOSTEI)

par

Louis TAVERNE (1)

RÉSUMÉ. - Le squelette caudal de *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov., un téléostéen fossile de l'Albien marin (Crétacé) de France, est décrit. Ce poisson appartient à la cohorte des Clupeocephala et à l'ordre des Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes). Le squelette caudal de *E. chaneti* offre encore une vertèbre préurale 1 bien développée, trois épuraux, une paire de stéguraux, ainsi qu'un arc hémal préural 1 et un parhypural normaux. Il est donc plus primitif que celui des Plethodidae, la famille qui groupe les autres genres connus de cet ordre, où la vertèbre préurale 1 est réduite, les épuraux et le parhypural disparus, l'arc hémal préural 1 atrophié ou perdu et la paire de stéguraux transformée en une pseudo-neurépine préurale 1. *E. chaneti* permet de mieux comprendre l'évolution du squelette caudal au sein des Tselfatiiformes.

ABSTRACT. - *Eoplethodus chaneti* gen. and sp. nov. from the marine Albian (Cretaceous) of Provence (France) and the evolution of the caudal skeleton within the Tselfatiiformes (Osteichthyes, Teleostei).

The caudal skeleton of *Eoplethodus chaneti* gen. and sp. nov., a fossil teleost from the marine Albian (Cretaceous) of France is described. This fish belongs to the cohort Clupeocephala and the order Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes). The caudal skeleton of *E. chaneti* still offers a well developed preural 1 vertebra, three epurals, a pair of stegurals, and normal preural 1 hemal arch and parhypural. It is thus more primitive than the one of the Plethodidae, the family grouping all the other genera of this order, where the preural 1 vertebra is reduced, the epurals and parhypural lost, the preural 1 hemal arch atrophied or lost, and the pair of stegurals changed into a false preural 1 neural spine. *E. chaneti* allows a better understanding of the evolution of the caudal skeleton within the Tselfatiiformes.

Key words. - Tselfatiiformes - *Eoplethodus chaneti* - France - Albian - Caudal skeleton.

Chanet (1997) a décrit brièvement un squelette caudal de téléostéen découvert à Les Subis, près de Saint-André-les-Alpes, en Provence (France), et provenant du faciès à "Marnes bleues" (niveau Paquier) de l'Albien inférieur marin du Bassin Vocontien (Crétacé inférieur). Il a rapporté ce fragment fossile aux Plethodidae, une famille de téléostéens marins du Crétacé, en raison de l'articulation par gomphose des arcs neuraux et hémaux sur les centres vertébraux correspondants, de la forte inclinaison et du contact intime des dernières neurépines et hémépines ainsi que de la présence d'une large plaque hypurale triangulaire. Les Plethodidae sont aujourd'hui rangés dans l'ordre des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes (Taverne, 2000a). Pour certains, ils en constituent la seule famille (Patterson, 1993), tandis que d'autres séparent l'ordre en deux familles, les Plethodidae et les Tselfatiidae (Nelson, 1994). Les

(1) Université Libre de Bruxelles, Faculté des Sciences, Département de Biologie animale, Laboratoire de Morphologie fonctionnelle (C.P. 160/11), Avenue F.D. Roosevelt 50, B-1050 Bruxelles, BELGIQUE. [ycantra@ulb.ac.be]

relations intergénériques au sein de l'ordre n'ont pas encore été étudiées. La révision des Tselfatiiformes que je mène actuellement (Taverne, 1975, 1983, 1999, 2000a, 2000b, 2000c, sous presse a, sous presse b) devrait permettre de résoudre ce problème d'ici peu. Dans le contexte du présent article, je considérerai tous les genres actuellement connus de l'ordre comme membres de l'unique famille des Plethodidae.

Mes recherches sur les Tselfatiiformes m'ont amené à étudier leur complexe urophore et son évolution. J'ai pu ainsi constater que le fossile français présente effectivement une partie des apomorphies caudales qui caractérisent les Tselfatiiformes mais pas toutes. Il demeure, au contraire, nettement plus primitif que les autres genres de cet ordre car il a conservé un état plésiomorphe pour plusieurs caractères caudaux présents à l'état apomorphe chez ces derniers. Dans le même temps, il permet de comprendre comment se sont réalisées quelques-unes des apomorphies caudales des Tselfatiiformes.

Le but du présent travail est donc de redécrire ce squelette caudal de l'Albien français d'une façon plus détaillée que ne l'avait fait Chanet (1997) et d'en tirer les enseignements qu'il apporte en matière d'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes.

Les Tselfatiiformes sont de grands téléostéens marins qui hantaient les eaux de la Mésogée eurafricaine, du Paléoatlantique et de la mer intérieure nord-américaine durant une grande partie du Crétacé, de l'Albien au Campanien (Patterson, 1993). Leur morphologie externe rappelle celle des scombres et des coryphènes. Le crâne est médio-pariétal. Le prémaxillaire et le maxillaire bordent la mâchoire supérieure. Les os dentés sont couverts de très petites dents disposées en plages et perforés de très fins tubules. Les nageoires dorsale et anale sont longues et hautes, la dorsale s'étirant sur toute la longueur du dos. Les pectorales sont insérées haut sur les flancs. La ceinture et les nageoires pelviennes sont en position abdominale. La nageoire caudale est grande, bifide et composée de 19 rayons principaux. L'hypurostégie est importante. Pour davantage d'informations concernant les Tselfatiiformes, je renvoie à Taverne (2000a).

Les poissons de cet ordre sont parmi les plus primitifs des Clupeocephala (Taverne, 2000a), un clade qui groupe les Crossognathiformes, les Otocephala (Clupeomorpha + Otophysi) et les Euteleostei, soit la majorité des téléostéens, puisque n'en sont exclus que les Ichthyodectiformes, les Osteoglossomorpha, les Elopomorpha et quelques formes du Jurassique. Les Clupeocephala se caractérisent par l'exclusion du rétroarticulaire de la fossette mandibulaire pour le carré, la perte, l'atrophie ou la soudure à d'autre pièce caudale de l'arc neural ural 1, la perte de la neurépine urale 1 et l'une ou l'autre forme de stégurie portant sur le premier uroneural (Patterson, 1977; Patterson et Rosen, 1977; Taverne, 1989, 2000a; Arratia, 1997).

MATÉRIEL ET MÉTHODE

Le matériel provient des collections de la Réserve Géologique de Haute-Provence (RGHP), à Digne-les-Bains, du Musée de Paléontologie des Vertébrés de l'Université du Kansas (KUVP), à Lawrence, de l'American Museum of Natural History (AMNH), à New York, du Natural History Museum (NHM), à Londres, du Muséum national d'Histoire naturelle (MNHN), à Paris, et de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique (IRSNB), à Bruxelles.

Eoplethodus chaneti. - RGHP SA 3047 (holotype): squelette caudal isolé provenant de l'Aptien inférieur marin de Les Subis, France.

Bananogmius aratus. - AMNH 2403 (holotype): exemplaire presque complet provenant de la Niobrara Formation (Coniacien, Santonien, Campanien) du Kansas, États-Unis.

"Bananogmius" evolutus. - NHM P. 9646: squelette caudal isolé provenant de la Niobrara Formation du Kansas; NHM P. 10610: exemplaire complet provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

Niobrara encarsia. - KUVP 179 (holotype): exemplaire complet provenant du comté de Trego, au Kansas, dans le Smoky Hill Member de la Niobrara Formation.

Zanclites xenurus. - KUVP 52 (holotype): exemplaire complet provenant du comté de Gove, au Kansas, dans le Smoky Hill Member de la Niobrara Formation.

Tselfatia formosa. - MNHN T. 25 (holotype): exemplaire presque complet provenant du Cénomanien marin du Jebel Tselfat, Maroc; MNHN T. 52G: exemplaire incomplet, de même provenance; MNHN T. 56 (paratype): spécimen presque complet, de même provenance.

Plethodidae indéterminés. - KUVP 16, 273, 10275 et 57273 et AMNH 1977: cinq squelettes caudaux isolés provenant de la Niobrara Formation du Kansas.

Ornategulum sardinoides. - IRSNB IG 25633/2: exemplaire complet provenant du Cénomanien marin de Haqil, Liban.

Ces fossiles ont été étudiés au moyen d'un stéréomicroscope WILD M5. Les dessins ont été réalisés par l'auteur grâce à une chambre claire (camera lucida).

EOPLETHODUS GEN. NOV.

Diagnose

Tselfatiiforme primitif. Arcs neuraux et hémaux articulés par gomphose sur les vertèbres correspondantes. Fusion des vertèbres urales 1 et 2 en un petit centre terminal soudé à une large plaque hypurale formée par les quatre premiers hypuraux. Cinquième et sixième hypuraux autogènes. Vertèbre préurale 1 bien développée. Dernières neurépines et hémépines allongées, contiguës et très inclinées vers l'arrière. Neurépine préurale 2 nettement plus courte que les neurépines précédentes. Trois épuraux dont les deux derniers atrophiés. Une paire de larges stéguraux qui ne dépassent pas vers l'avant le niveau de la vertèbre préurale 1. Perte des uroneuraux postérieurs. Une vaste fossette pour l'articulation du stégural creusée dans la face latérale de la vertèbre préurale 1. Arc hémal préural 1 présent. Prézygapophyse de l'arc hémal préural 1 hypertrophiée et articulée dans une encoche du bord postérieur de l'hémépine préurale 2. Parhypural normalement développé. Forte hypurostégie.

Derivatio nominis

De "eo", ancien en grec, et du genre *Plethodus*, le premier tselfatiiforme à avoir été décrit et aussi le seul connu jusqu'ici dans le Crétacé inférieur (Albien à Turonien d'Angleterre).

Espèce-type

Eoplethodus chaneti sp. nov. de l'Albien de Les Subis (France).

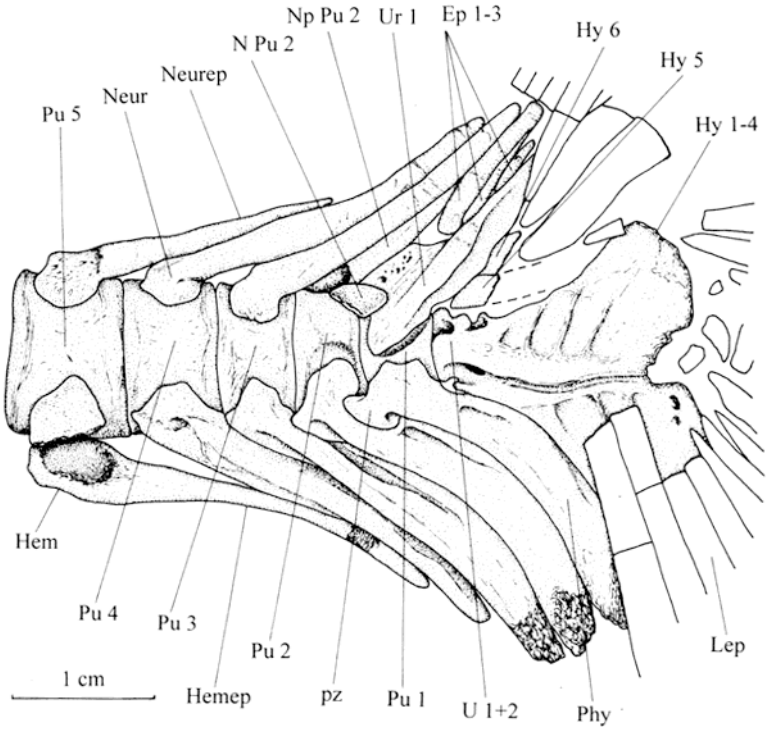

Fig. 1. - Squelette caudal de *Eoplethodus chaneti* gen. et sp. nov. du Crétacé inférieur marin (Albien) de Les Subis, France (holotype RGHP SA 3047). **Ep 1 à 3**: épuraux 1 à 3; **Hem**: arc hémal (= hémarcual); **Hemep**: hémépine (= hémacanthe); **Hy 1 à 6**: hypuraux 1 à 6; **Lep**: lépidotriches; **Neur**: arc neural (= neurarcual); **Neurep**: neurépine (= neuracanthe); **N Pu 2**: arc neural préural 2; **Np Pu 2**: neurépine préurale 2; **Phy**: parhypural; **Pu 1 à 5**: vertèbres préurales 1 à 5; **U 1 + 2**: centre terminal atrophié ural 1 et 2; **Ur 1**: première paire d'uroneuraux (= stéguraux); **pz**: prézygapophyse de l'arc hémal préural 1. *[Caudal skeleton of* Eoplethodus chaneti *gen. et sp. nov. from the marine Lower Cretaceous (Albian) of Les Subis, in France (holotype RGHP SA 3047).* ***Ep 1 to3****: epurals 1 to 3*; ***Hem****: hemal arch*; ***Hemep****: hemal spine*; ***Hy 1 to 6****: hypurals 1 to 6*; ***Lep****: caudal rays*; ***Neur****: neural arch*; ***N Pu 2****: preural 2 neural arch*; ***Np Pu 2****: preural 2 neural spine*; ***Phy****: parhypural*; ***Pu 1 to 5****: preural 1 to 5 vertebrae*; ***U 1 + 2****: atrophied ural 1 + 2 terminal vertebra*; ***Ur 1****: first pair of uroneurals (= stegurals).* ***pz****: prezygapophysis of the preural 1 hemal arch.]*

EOPLETHODUS CHANETI SP. NOV.

Diagnose

Cf. celle du genre (monospécifique).

Derivatio nominis

L'espèce est dédiée à Bruno Chanet de l'Institut Universitaire Européen de la Mer à Plouzané (Bretagne, France) qui, le premier, a fait connaître le fragment fossile sur lequel porte la présente étude.

Description

Le squelette caudal concerné (Fig. 1) est relativement bien conservé et comprend les dix dernières vertèbres préurales ainsi qu'un petit centre terminal et des parties importantes de la nageoire caudale.

Tous les arcs neuraux et hémaux sont articulés par gomphose avec les centres vertébraux correspondants. La face latérale des vertèbres est lisse. À partir de la vertèbre préurale 5, on note un léger redressement vers le haut de l'axe vertébral. À partir de ce niveau également, la taille des corps vertébraux diminue de façon régulière. La vertèbre préurale 1 garde cependant encore une forme vertébrale classique. Les dernières neurépines et hémépines sont longues, épaisses, très inclinées vers l'arrière et pressées les unes contre les autres. Les vertèbres urales 1 et 2 sont fusionnées en un très petit centre terminal, dépourvu d'arc neural et lui-même soudé à une vaste plaque hypurale. Sur cette plaque, un profond sillon permet de distinguer les hypuraux ventraux des dorsaux. On remarque aussi une large échancrure du bord postérieur de la plaque séparant les portions dorsale et ventrale. La surface de la plaque est ornée de gouttières obliques bien marquées, empreintes des épais lépidotriches caudaux. Si l'on se réfère au cas général du complexe urophore des Tselfatiiformes (Taverne, 2000a), la partie dorsale de la plaque est formée des troisième et quatrième hypuraux. Au-dessus de la plaque, on distingue encore les têtes articulaires des cinquième et sixième hypuraux demeurés autogènes. Le reste de ces deux pièces est perdu. La neurépine préurale 3 est complète, tandis que la neurépine préurale 2 est raccourcie. Il n'y a qu'une seule paire d'uroneuraux. Ils sont élargis en de vastes stéguraux suite à la présence d'une aile osseuse le long de leur bord postérieur et d'une vaste expansion an-térieure du bas de leur bord antérieur. L'extrémité antéro-ventrale de ce stégural ne dépasse pas vers l'avant le niveau de la vertèbre préurale 1 dont il recouvre une grande partie. La face latérale de cette vertèbre se creuse d'une large fossette dans laquelle le stégural s'articule On compte trois épuraux; le premier, normalement développé, est collé contre les neurépines préurales 2 et 3; les deux autres sont très réduits et le troisième plus encore que le deuxième. Ces deux petites pièces sont situées en profondeur, au même niveau que le premier épural et le stégural qui les coincent entre eux. De plus, le deuxième épural offre une extrémité supérieure pointue. Ces deux faits montrent qu'il s'agit bien d'épuraux et non pas d'extrémités brisées de lépidotriches caudaux. L'arc hémal préural 1 montre un développement normal mais sa prézygapophyse est hypertrophiée et vient s'articuler dans une profonde encoche du bord postérieur de l'hémépine préurale 2. Le parhypural est bien développé et sépare complètement l'hémépine préurale 2 de la plaque hypurale. Il n'y a pas d'urodermaux. La pièce que Chanet (1997) considère comme un possible urodermal n'est que la cloison droite brisée et légèrement déplacée vers l'arrière de l'arc neural préural 2.

La nagoire caudale est grande, bilobée et l'hypurostégie est importante. Les rayons principaux, au nombre de 19, sont très épais. Ils sont divisés en courts segments dont les lignes de suture sont légèrement sinusoïdes mais guère crénelées (Chanet, 1997). Le premier rayon principal dorsal est divisé en deux branches et cela presque à partir de sa base. L'extrémité distale des rayons étant perdue, on ignore si les autres rayons principaux étaient également branchus ou non. Dans le lobe dorsal, en avant du premier rayon principal, on remarque encore 5 petits rayons non-segmentés et non-branchus. De tels petits rayons manquent au lobe ventral, mais leur perte est probablement due aux aléas de la fossilisation.

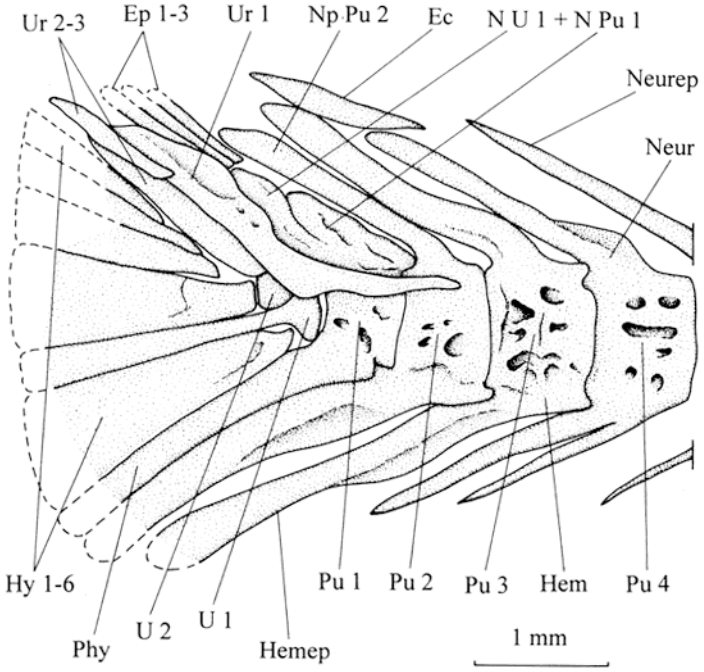

Fig. 2. - Squelette caudal de *Ornategulum sardinoides* (Pictet, 1850) du Crétacé supérieur marin (Cénomanien) de Haqil, au Liban (exemplaire IRSNB IG 25633/2), illustrant le complexe urophore des Clupeocephala primitifs. Ce spécimen présente la bipartition de l'hémépine préurale 4, ce qui est un caractère individuel et non spécifique. Les arc neuraux uraux 1 et 2 sont ici partiellement fusionnés. Chez d'autres spécimens de la même espèce, l'arc neural ural 1 se soude avec le stégural (Forey, 1973; obs. pers.). Légende: cf. figure 1 et **Ec**: écaille précaudale; **N U 1 + N Pu 1**: arcs neuraux ural 1 et préural 1 partiellement soudés; **U 1 et 2**: vertèbres urales 1 et 2; **Ur 1 à 3**: uroneuraux 1 (= stéguraux) à 3. *[Caudal skeleton of* Ornategulum sardinoides *(Pictet, 1850) from the marine Upper Cretaceous (Cenomanian) of Hakel, in Lebanon (specimen IRSNB IG 25633/2), illustrating the ural complex within primitive Clupeocephala. This specimen offers the bipartition of the preural 4 hemal spine, an individual character and not a specific one. The ural 1 and 2 neural arches are here partially fused. By other specimens of the same species, the ural 1 neural arch is fused with the stegural (Forey, 1973; pers. obs.). Explanation as in figure 1 and* ***Ec****: precaudal scale*; ***N U 1 + N Pu 1****: partially fused neural 1 and preural 1 neural arches*; ***U 1 and 2****: ural 1 and 2 vertebrae*; ***Ur 1 to 3****: uroneurals 1 (= stegurals) to 3].*

DISCUSSION

Eoplethodus chaneti au sein des Teleostei

La fusion des vertèbres urales 1 et 2 en un centre terminal, la disparition de l'arc neural ural 1, l'existence d'une seule paire d'uroneuraux transformés en stéguraux, la limitation à six du nombre des hypuraux et la présence d'une plaque hypurale formée par la soudure des quatre premiers hypuraux attestent que le complexe urophore décrit ci-dessus appartient à un téléostéen de la cohorte des Clupeocephala. La conservation de 19 rayons principaux montre qu'il s'agit d'un clupéocéphale archaïque.

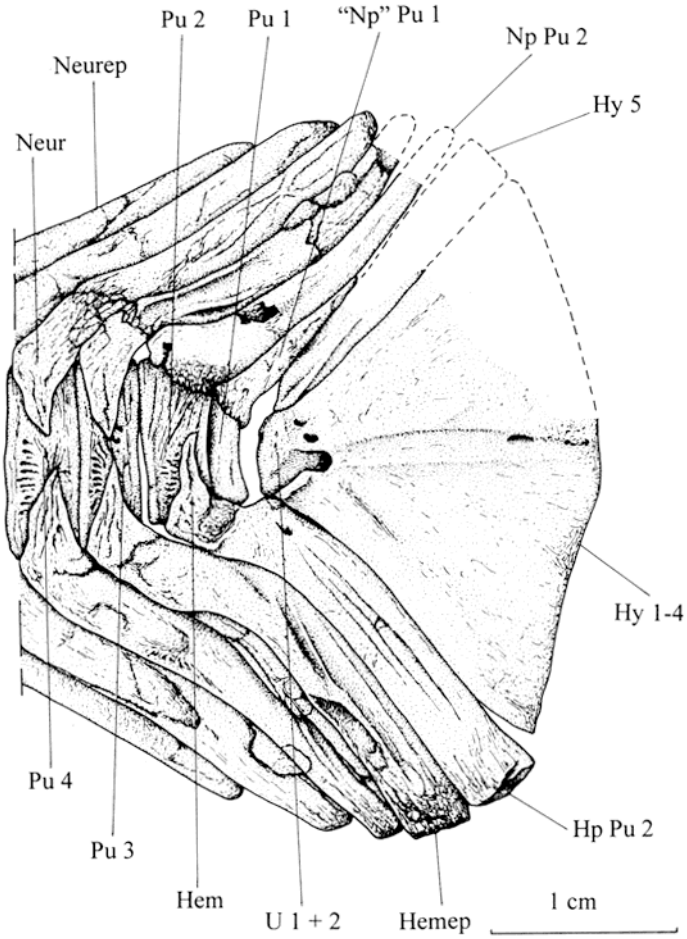

Fig. 3. - Squelette caudal d'un Plethodidae indéterminé provenant du Crétacé supérieur marin du Kansas (exemplaire AMNH 1977). La réduction de la pseudo-neurépine préurale 1, observée ici, est un caractère qui apparaît chez le genre *Tselfatia* (Taverne, 1975, 1983; Bardack et Teller-Marshall, 1980). Il se pourrait donc que le complexe urophore ici représenté se rapporte à ce genre ou à un genre voisin tel *Dixonanogmius* qui existe aussi aux Etats-Unis (Taverne, 2000c). Légende: cf. figure 1 et **"Np" Pu 1**: stéguraux transformés en une pseudo-neurépine préurale 1. *[Caudal skeleton of an undeterminated Plethodidae from the marine upper Cretaceous of Kansas (specimen AMNH 1977). The reduction of the preural 1 pseudo-neural spine, seen here, is a character that appears in the genus* Tselfatia *(Taverne, 1975, 1983; Bardack and Teller-Marshall, 1980). It is thus possible that the ural complex, drawn here, belongs to this genus or to a close relative genus as* Dixonanogmius *which also exists in the United States (Taverne, 2000c). Explanation as in figure 1 and* ***"Np" Pu 1****: stegurals changed into a preural 1 pseudo-neural spine].*

Cependant, chez les Clupeocephala les plus primitifs (Fig. 2), on observe encore des vertèbres préurale 1, urale 1 et urale 2 bien séparées l'une de l'autre, un arc neural ural 1 réduit ou soudé au stégural ou à l'arc neural préural 1, trois épuraux d'égal développement, au moins six hypuraux autogènes et trois paires d'uroneuraux dont la première transformée en

stéguraux. Le complexe urophore de *Eoplethodus chaneti* est donc déjà notablement plus évolué.

Parmi les Clupeocephala, l'articulation de l'ensemble des arcs neuraux et hémaux par gomphose sur les corps vertébraux et la fusion des vertèbres urales 1 et 2 en un centre atrophié, lui-même soudé à une plaque hypurale sont caractéristiques des Tselfatiiformes (= Bananogmiiformes). L'articulation de l'arc hémal préural 1 dans une encoche du bord postérieur de l'hémépine préurale 2, présente chez *Eoplethodus chaneti*, se retrouve également chez certains Tselfatiiformes primitifs tels *Niobrara* et *Bananogmius* (Taverne, sous presse a, sous presse b).

Eoplethodus chaneti au sein des Tselfatiiformes

Eoplethodus chaneti se montre toutefois nettement moins évolué que les Plethodidae (= Tselfatiidae), famille qui regroupe tous les genres connus de Tselfatiiformes. Chez ces derniers (Fig. 3), on observe, dans tous les cas, la disparition des épuraux, des stéguraux et du parhypural, le développement d'une neurépine préurale 1 ainsi qu'une forte régression de la vertèbre préurale 1 et la perte fréquente de l'arc hémal préural 1

L'évolution du squelette caudal au sein des Tselfatiiformes

Le cas d'*Eoplethodus chaneti* éclaire l'évolution du complexe urophore au sein de l'ordre des Tselfatiiformes (Fig. 4). Dans les paragraphes qui suivent, les informations concernant le squelette caudal des Tselfatiiformes proviennent de Nelson (1973), Taverne (1975, 1983, 1999, 2000a, sous presse a, sous presse b) et Bardack et Teller-Marshall (1980, où la vertèbre préurale 1 est appelée à tort urale 1 et l'hémépine préurale 2 nommée parhypural) ainsi que de certaines de mes observations encore inédites.

Eoplethodus chaneti et les Plethodidae diffèrent des Clupeocephala les plus primitifs par plusieurs apomorphies caudales que ces derniers ne possèdent pas:

(1) Les vertèbres urales 1 et 2 sont fusionnées en un centre terminal atrophié.

(2) L'arc neural ural 1 a disparu.

(3) L'arc neural préural 1 a disparu.

(4) Les deuxième et troisième épuraux sont très réduits.

(5) Seule la première paire d'uroneuraux est conservée sous forme de vastes stéguraux.

(6) Le stégural ne dépasse pas vers l'avant le niveau de la vertèbre préurale 1.

(7) La face latérale de la vertèbre préurale 1 se creuse d'une profonde fossette articulaire pour le stégural.

(8) La prézygapophyse de l'arc hémal préural 1 acquiert un très grand développement et s'articule dans une profonde encoche du bord postérieur de l'hémépine préurale 2.

(9) Les quatre premiers hypuraux fusionnent en une plaque hypurale, elle-même soudée au centre terminal réduit. Une profonde rainure horizontale divise la plaque et marque la séparation entre les hypuraux ventraux et dorsaux.

Les Plethodidae se différencient d'*Eoplethodus chaneti* par plusieurs nouvelles apomorphies caudales:

(10) Le premier épural se soude à la courte neurépine 2 pour former une neurépine complète.

(11) Les deuxième et troisième épuraux disparaissent.

(12) La vertèbre préurale 1 régresse fortement.

(13) Les stéguraux deviennent étroits, gardent leur articulation avec la vertèbre préurale 1 réduite et se soudent l'un à l'autre en une longue tige osseuse qui forme ainsi une pseudo-neurépine préurale 1.

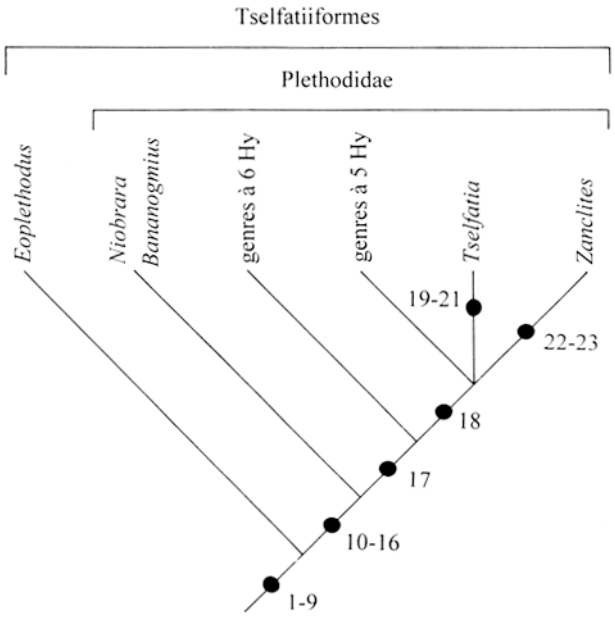

Fig. 4. - Schéma retraçant l'évolution du squelette caudal chez les Tselfatiiformes. Les chiffres font référence aux caractères discutés dans le texte. *[Diagram showing the caudal skeleton evolution within the Tselfatiiformes. The numbers refer to the characters discussed in the text].*

(14) L'arc hémal préural 1 est très réduit mais garde son articulation dans une encoche du bord postérieur de l'hémépine préurale 2.

(15) Le parhypural disparaît et l'hémépine préurale 2 devient contiguë à la plaque hypurale.

(16) La rainure qui marque la séparation des hypuraux dorsaux et ventraux sur la plaque hypurale s'estompe.

Un tel état du complexe urophore est connu chez *Niobrara* et *Bananogmius*.

Chez les Plethodidae plus évolués que *Niobrara* et *Bananogmius*, une nouvelle apomorphie se manifeste:

(17) L'arc hémal préural 1 disparaît.

Plusieurs squelettes caudaux isolés (spécimens KUVP n° 16, 273, 10275 et 57273) illustrent ce type de squelette caudal où l'arc hémal préural 1 est perdu mais qui conserve encore six hypuraux. Malheureusement, ces pièces n'étant pas en connexion avec des spécimens complets, on ignore à quels genres précis de Plethodidae il faut les attribuer.

Les Plethodidae les plus évolués au niveau du squelette caudal montrent encore une autre apomorphie:

(18) Le sixième hypural disparaît.

C'est le cas chez *"Bananogmius" evolutus* (obs. pers.; cette espèce dont la révision est en cours n'appartient pas au genre *Bananogmius*), *Zanclites*, *Tselfatia* et *Dixonanogmius*.

Certains genres parmi les Plethodidae à cinq hypuraux montrent des apomorphies caudales particulières. C'est le cas de *Tselfatia* et de *Zanclites*.

Chez *Tselfatia*, on remarque:

(19) La réduction de la pseudo-neurépine préurale 1 qui devient nettement plus courte que les neurépines précédentes.

(20) La présence fréquente, au niveau des dernières vertèbres préurales, d'apophyses transverses en forme de petites ailes horizontales qui peuvent se souder entre elles pour former une lame osseuse continue.

(21) La fusion plus ou moins marquée des arcs neuraux et hémaux aux vertèbres caudales.

Chez *Zanclites*, on observe:

(22) La soudure de la pseudo-neurépine préurale 1 à la vertèbre correspondante.

(23) L'atrophie du cinquième hypural.

CONCLUSION

Eoplethodus chaneti appartient aux téléostéens Tselfatiiformes mais, au niveau des caractères caudaux, il est notablement plus primitif que les autres membres de l'ordre regroupés dans la famille des Plethodidae. Le complexe urophore d'*Eoplethodus chaneti* éclaire l'évolution du squelette caudal des Tselfatiiformes.

Remerciements. - J'exprime ma vive gratitude à Myette Guiomar, directrice de la Réserve de Haute-Provence, à Digne-les-Bains, pour le prêt du matériel sur lequel porte la présente étude. Je remercie aussi feu Jacques Blot, Sylvie Wenz et Daniel Goujet du Muséum national d'Histoire naturelle, à Paris, Dirk Nolf de l'Institut royal des Sciences naturelles de Belgique, à Bruxelles, John Chorn, Larry Martin et Desui Miao de l'Université du Kansas, à Lawrence, ainsi que John Maisey et Ivy Rutzky de l'American Museum of Natural History, à New York, pour l'accueil chaleureux reçu dans leurs laboratoires respectifs et l'accès qui m'a été donné au matériel de leurs collections. Ma reconnaissance va également aux deux collègues anonymes qui ont bien voulu lire et commenter le présent travail.

RÉFÉRENCES

ARRATIA G., 1997. - Basal teleosts and teleostean phylogeny. *PalaeoIchthyology*, 7: 1-168.

BARDACK D. & S. TELLER-MARSHALL, 1980. - *Tselfatia* new first records from North America and Yugoslavia. *Soc. Econ. Paleontol. Miner.*, 1980: 1075-1083.

CHANET B., 1997. - Plethodid remains (Osteichthyes: Teleostei incertae sedis) from the basal Albien of the Vocontian basin (S.E. France). *N. Jb. Geol. Paläont. Mh.*, 1997(11): 696-702.

FOREY P.L., 1973. - A Primitive Clupeomorph Fish from the Middle Cenomanian of Hakel, Lebanon. *Can. J. Earth Sci.*, 10(8): 1302-1318.

NELSON G.J., 1973. - Notes on the Structure and Relationships of Certain Cretaceous and Eocene Teleostean Fishes. *Am. Mus. Novit.*, 2524: 1-31.

NELSON J., 1994. - Fishes of the World. (3rd edit.), 600 p. New York: John Wiley & Sons.

PATTERSON C., 1977. - The contribution of paleontology to teleostean phylogeny. *In:* Major Patterns in Vertebrate Evolution (Hecht M.K., Goody P.C. & B.M. Hecht, eds), pp. 579-643. New York: Plen. Publ. Corp.

PATTERSON C., 1993. - Osteichthyes: Teleostei. *In:* The Fossil Record 2 (Benton M.J., ed.), pp. 621-656. London: Chapman & Hall.

PATTERSON C. & D.E. ROSEN, 1977. - Review of ichthyodectiform and other Mesozoic teleost fishes and the theory and practice of classifying fossils. *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 158(2): 81-172.

TAVERNE L., 1975. - A propos de *Tselfatia* Arambourg, C., 1943 (Cénomanien du Maroc), de *Protobrama* Woodward, A.S., 1942 (Cénomanien du Liban) et du rapport éventuel des tselfatioïdes fossiles (Crétacé) et des téléostéens du super-ordre des ostéoglossomorphes. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 105(1-2): 53-72.

TAVERNE L., 1983. - Ostéologie et affinités systématiques de *Tselfatia formosa*, téléostéen fossile du Crétacé supérieur de la Mésogée eurafricaine. *Ann. Soc. Roy. Zool. Belg.*, 113(2): 165-181.

TAVERNE L., 1989. - *Crossognathus* Pictet, 1858 du Crétacé inférieur de l'Europe et systématique, paléozoogéographie et biologie des Crossognathiformes nov. ord. (téléostéens) du Crétacé et du Tertiaire. *Palaeontography*, A, 207: 79-105.

TAVERNE L., 1999. - Révision de *Zanclites xenurus*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) marin du Santonien (Crétacé supérieur) du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*, 129(2): 421-438.

TAVERNE L., 2000a. - *Tselfatia formosa*, téléostéen marin du Crétacé (Pisces, Actinopterygii), et la position systématique des Tselfatiiformes ou Bananogmiiformes. *Geodiversitas*, 22(1): 5-22.

TAVERNE L., 2000b. - Révision du genre *Martinichthys*, poisson marin (Teleostei, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur du Kansas (Etats-Unis). *Geobios*, 33(2): 211-222.

TAVERNE L., 2000c. - Ostéologie et position systématique du genre *Plethodus* et des nouveaux genres *Dixonanogmius* et *Pentanogmius*, poissons marins du Crétacé (Teleostei, Tselfatiiformes). *Biol. Jaarb. Dodonaea*, 67(1): 94-123.

TAVERNE L., sous presse a. - Révision de *Niobrara encarsia*, téléostéen (Pisces, Tselfatiiformes) du Crétacé supérieur marin du Kansas (États-Unis). *Belg. J. Zool.*

TAVERNE L., sous presse b. - Révision du genre *Bananogmius* (Teleostei, Tselfatiiformes), poisson marin du Crétacé supérieur de l'Amérique du Nord et de l'Europe. *Geodiversitas*.

Reçu le 19.06.2000.
Accepté pour publication le 10.10.2000.